第 37 卷第 13 期
2017 年 7 月
生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.37,No.13
Jul.,2017

DOI: 10.5846/stxb201603220510
辜晨,贾晓红,吴波,成龙,杨占武,杨德福,赵雪彬.高寒沙区生物土壤结皮覆盖土壤碳通量对模拟降水的响应.生态学报,2017,37(13):4423-4433.
Gu C, Jia X H, Wu B, Cheng L, Yang Z W, Yang D F, Zhao X B.Effect of simulated precipitation on the carbon flux in biological-soil crusted soil in alpine sandy habitats.Acta Ecologica Sinica,2017,37(13):4423-4433.

高寒沙区生物土壤结皮覆盖土壤碳通量对模拟降水的响应

辜　晨[1],贾晓红[1,*],吴　波[1],成　龙[1],杨占武[2],杨德福[3],赵雪彬[3]
1 中国林业科学研究院荒漠化研究所,北京　100091
2 青海省农林科学院,西宁　810016
3 青海共和荒漠生态系统国家定位观测研究站,共和　813000

摘要:生物土壤结皮作为干旱半干旱地区重要的地表覆盖类型和景观特征之一,其自身具备的光合与呼吸能力对荒漠生态系统地表与大气界面中的碳交换与循环产生了重要影响。水分是干旱半干旱地区许多生态过程中的主要限制因子,能够影响生物土壤结皮的光合与呼吸过程,进而影响生物土壤结皮覆盖土壤的碳通量规律。针对高寒沙区藓类和藻类结皮为主的生物土壤结皮覆盖土壤,设置了 1、2、5、10mm 以及 0(对照)的模拟降水梯度,利用 LI-8100 土壤碳通量测定系统,对模拟降水后结皮覆盖土壤的碳通量进行测定,以探讨不同结皮种类和不同强度降水对碳通量的影响。结果表明:(1)降水对生物土壤结皮覆盖土壤的净碳通量、暗呼吸均有激发作用,使碳通量在极短时间内到达峰值且与对照差异显著,但各降水量之间差异不显著。两种不同结皮覆盖类型相比,藓类结皮覆盖土壤在降水后的碳通量峰值和受降水激发的有效时间均显著高于藻类结皮。(2)两种结皮覆盖土壤在模拟降水后的 48h 累积碳释放随降水量的增加而增加且与对照差异显著。同时藓类结皮覆盖土壤累计碳释放显著高于藻类结皮覆盖土壤。(3)两种生物土壤结皮覆盖土壤的碳通量和土壤水分体现出显著的相关性,净碳通量和暗呼吸均随水分的增加而增加。因此,在降水条件下生物土壤结皮覆盖土壤表现出明显的碳源效应,其碳通量以及碳释放量都有显著的改变,在研究干旱半干旱地区碳交换规律时应该考虑不同生物结皮的覆盖和降水事件的影响。

关键词:高寒沙区;碳通量;生物土壤结皮;模拟降水

Effect of simulated precipitation on the carbon flux in biological-soil crusted soil in alpine sandy habitats

GU Chen[1], JIA Xiaohong[1,*], WU Bo[1], CHENG Long[1], YANG Zhanwu[2], YANG Defu[3], ZHAO Xuebin[3]
1 *Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing* 100091, *China*
2 *Qinghai Academiy of Agriculture and f Forestry Science, Xining* 810016, *China*
3 *Qinghai Gonghe Desert Ecosystem Research Station, Gonghe* 813000, *China*

Abstract: Biological-soil crusts, a community of cyanobacteria, lichens, and mosses that live on the soil surface, are a critical part of land cover types in desert ecosystems. They play a significant role in many biogeochemical processes, contributing to soil fertility, stability, and vascular plant establishment. The photosynthetic and respirometric activity of biological-soil crusts can affect carbon fluxes and exchange in desert ecosystems. Water is the major limiting factor of ecosystem functions and processes in arid and semi-arid regions. In environments with dry climates, scarce precipitation, and water shortages, water can affect the photosynthesis and respiration of biological-soil crusts, leading to changes in

基金项目:国家自然科学基金(41471096,41371093,41171077);中央级公益性科研院所基本科研业务费项目(CAFYBB2016ZD010)
收稿日期:2016-03-22;　　**网络出版日期:**2017-02-23

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: jiaxiaohong@caf.ac.cn

carbon fluxes and exchange in the soil. In the present study, to determine the effect of biological-soil crusts on soil carbon fluxes under different amounts of precipitation, we used the two dominant soil crusts types found in the Qinghai-Tibet Plateau alpine sandy vegetated areas: moss and algae. Five different simulated precipitation amounts (1, 2, 5, 10, and 0 mm) were applied, and the carbon flux of soil covered by biological crusts was measured using Li-8100 in the dark as dark respiration and in the light as the net carbon flux. The results show that the: (1) net carbon flux and dark respiration of biological-soil crusted soil were stimulated by simulated precipitation, and increased rapidly to their maximum levels. There was a significant difference between the precipitation treatments and control, but no significant difference between different treatments. The maximum carbon flux and stimulated available time of moss-crusted soil were much higher and longer, respectively, than those of algae-crusted soil; (2) total accumulated carbon release of two crusted soils after the addition of simulated precipitation increased with increasing precipitation, and there was a significant difference between carbon release in the precipitation treatments and the control. The total accumulated carbon release of moss-crusted soil was significantly more than that of algae-crusted soil; (3) carbon flux of two crusted soils and the soil volumetric water content showed a significant correlation. The effects of soil water on net carbon flux and dark respiration were stimulative. The results of the analysis indicated that the biological-crusted soil showed an effect of the carbon source after the addition of simulated precipitation. Precipitation can directly influence the carbon flux and release, and the response of the carbon flux in biological-soil crusted soil to simulated precipitation should be considered when studying carbon exchange in arid and semi-arid regions.

Key Words: alpine sandy lands; carbon flux; biological soil crusts; simulated precipitation

生物土壤结皮广泛分布于干旱半干旱地区,结构上主要由两个部分组成,上层为微生物和隐花植物例如藻类、藓类、地衣等,下层为覆盖的土壤颗粒,二者通过菌丝、假根和分泌物等的紧密胶结成为一个整体,是具有代谢活性的特殊地表覆盖层。在受非生物因素调控和胁迫的荒漠生态系统中,生物土壤结皮作为荒漠生态系统常见的地表覆被类型,是荒漠生态系统重要的组成部分和景观特征之一,广泛分布于干旱、半干旱区,地表覆盖度到达60%以上甚至更高[1-2]。在荒漠景观地区有机和无机成分的循环与交流中,生物土壤结皮扮演着联系、指示和影响的角色,对许多生态过程产生直接或间接的影响。作为具有光合固碳活性的土壤与大气系统界面层,生物土壤结皮中的藻类和藓类植物以及下层土壤能够通过呼吸作用释放 CO_2,同时在有光条件下开始光合固碳过程,固定空气中的 CO_2,释放出氧气。因此生物土壤结皮是干旱、半干旱地区荒漠系统碳通量的重要影响因素[2-4]。

在干旱半干旱区荒漠生态系统中,水分是主要的调控和限制因子,能够直接影响生物土壤结皮的生理活动[5]。生物土壤结皮的重要组分藻类、地衣及藓类植物作为变水植物对水分的变化尤其敏感,在频繁多变的水分条件下有着很强的适应能力,缺水时自身开始脱水进入休眠状态,而在水分条件适宜的情况下其生理活性才会逐渐恢复并显现。因此生物土壤结皮的碳通量和碳释放量受水分影响较为明显。受全球气候变化影响,未来干旱半干旱地区的降水格局将产生变化,降水频率和幅度都将增加,这将导致许多自然资源和地表覆盖类型产生巨大的空间异质性,地表植被的分布不均和自然资源的时空变异使我们在评估生物土壤结皮的碳源汇角色时增加了不确定性[6-9]。

目前国外有关研究集中在极地和苔原、科罗拉多高原、热带荒漠、亚热带草原、地中海中欧草原等,国内主要集中在黄土高原、腾格里沙漠、古尔班通古特沙漠、毛乌素沙地、科尔沁沙地等地。生物土壤结皮在降水影响下的碳通量交换规律的研究相对较少[4,10],在高寒沙区条件下进行的相关研究更是略显不足。本研究在青海省共和盆地中西部典型高寒沙区人工植被恢复区,进行不同水平模拟降水下生物土壤结皮覆盖土壤的净碳通量(NCF)、呼吸速率(*DR*)、光合速率(P_n)以及相关环境因子进行动态监测,探寻生物土壤结皮覆盖土壤碳通量对不同水平降水的响应规律,揭示了土壤碳通量与降水、土壤水分之间的关系,以期能够为该地区生物土

壤结皮的碳交换研究做出参考,也为整个高寒干旱半干旱地区的生物研究提供有益的背景资料。

1　材料与方法

1.1　研究区自然概况

研究区位于青海省林业厅下属沙珠玉乡治沙实验站(98°45′—101°30′E,35°03′—35°40′N)。该实验站地处共和盆地中西部,位于青海南山以南,是青海省荒漠化土地集中分布区之一,研究区总面积为 5.28×10^2 km^2,沙地面积为 $1.74\times10^2 km^2$,海拔为 2600—3400m。年均气温为 2.4 ℃,1 月平均气温为-12.5℃,7 月平均气温为 14.6 ℃。年均降水量仅为 246.3mm,主要集中生长季,年内分配不均。降水多发生在夜间,历时短且降水量少。年均潜在蒸发量为 1716.7mm。

沙珠玉地区海拔较高,气温度较低,太阳辐射较强,水资源稀缺,生态环境脆弱;近几年来,草场和林地被破坏的情况增多,使得该区域环境更加恶化,土地沙漠化程度逐年提高。从上世纪下半叶开始,沙珠玉地区逐渐开始对荒漠化土地进行有效治理,通过人工植被培育,减缓甚至遏制了沙漠化发展趋势,稳固了沙丘,形成了具有一定规模的人工植被恢复区。本研究选择 1977 年的植被恢复区为实验样地,该样地位于固定沙丘的顶部,样地内生物结皮发育良好,且分布广泛,主要有藻结皮、藓类结皮 2 种类型。土壤为棕钙土和栗钙土,非地带性土壤为草甸土、盐土和风沙土。研究区内的植被种类较少,群落结构简单。自然植被中多为草本群落,如短花针茅(*Stipa breviflora* Griseb)和芨芨草(*Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski)。人工植被中,乔木主要有青杨(*Populus cathayana* Rehd.)、河北杨(*Populus hopeiensis* Hu et Chow)和小叶杨(*Populus simonii* Carr.),灌木主要有柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom.)、沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)、柽柳(*Tamarix chinensis* Lour.)等。藻结皮主要包含 4 类藻种,分别为漂浮克里藻(*Klebsormidium fluitans*)、微小色球藻(*Chroococcus minutus*)、窝形席藻(*Phormidicum foveolarum*)和溪生须藻(*Homoeothrix fluviatillis*)[11]。对该样地内的结皮盖度、厚度、结皮生物量等指标进行调查。由于结皮无法用烘干法测干物质的生物量,因此在本研究中藻结皮、藓结皮的生物量均测定叶绿素 a 含量,用来表示其生物量。测定方法参照苏延桂等的方法[12]。采集生物土壤结皮样本放于土壤盒中(直径 4.5cm,表面积约 $15.9cm^2$),在实验室中测定生物结皮叶绿素 a 含量。

用蒸馏水冲洗结皮样本后放入研钵中同 1.5mL 乙醇(浓度 98%)和少量石英砂、碳酸钙进行研磨。完全研磨后,再加入 7mL 相同浓度乙醇进行 2 次各 30min 的离心(4℃,14000r/min)。完成后把提取液转移至 25mL 容量瓶中,利用相同浓度的乙醇定容,之后将样品放于 25mL 试管中。叶绿素 a 用紫外分光光度计(UV-2450; Shimadzu, Kyoto, Japan)测定,测定使用波长为 649nm、665nm。计算使用的公式如下:

$$Chla = (13.95\times A_{665} - 6.88\times A_{649})\times 25/15.9 \qquad (1)$$

式中,Chla 为叶绿素 a 含量(mg/cm^2),A_{665}、A_{649}分别表示波长为 649nm、665nm 时吸光值 A,25 表示稀释体积(mL),15.9 表示结皮的垂直投影面积(cm^2)。为了防止叶绿素 a 的降解,样品研磨、提取、测定均在相对黑暗的环境中进行。

实验使用生物结皮样品的特征如表 1 所示。

表 1　生物结皮概况

Table 1　Characteristic of Biological-soil crusts in study area

结皮类型 Type of Biological-soil Crusts	结皮盖度/% Crust coverage	结皮厚度/cm Crust thickness	结皮生物量/(mg/cm^2) Crust biomass
藻结皮 Algea crust	>95	1.01±0.01	3.69±0.21
藓类结皮 Moss crust	>95	1.49±0.06	4.65±0.25

生物结皮生物量用叶绿素 a 含量表示

1.2　研究方法

1.2.1　样地布置

在研究区内坡度小于 5°的丛间地上选择发育良好的以藓类结皮、藻类结皮为主的生物土壤结皮覆盖土

壤为研究样地，保证结皮覆盖度达到 90%，结构完整，种类统一。

对于藓类、藻类结皮，分别设置 4 个 10m×10m 的样方，每个样方之间相距 5m 以上。在 4 个大样方中随机选择 3 个，设置 4 个 50cm×50cm 的小样方，每个小样方内分别放置 1 个直径为 20cm 的土壤环，进行 1mm、2mm、5mm、10mm 的模拟降水处理，即 P_1、P_2、P_5、P_{10}，剩余一个大样方设置 3 个小样方，进行 0mm（对照，CK）降水。土壤环使用 PVC 材料自制，在测定之前 3d 设置于样地内，以便内外充分平衡，放置时保证样环内结皮完整。整个样方设置分为 2 种结皮处理，5 种降水处理，3 个重复，共 30 个测定基座。

1.2.2 土壤碳通量测定

参考当地多年降水资料，雨季集中在每年 6 月—9 月，降水基本在 10mm 以下以小降水事件为主。因此实验于 2015 年 9 月进行，设置 1、2、5、10mm4 种降水处理。在晴朗的天气条件下，每天日出之后，约 7 点左右开始人工模拟降水，使用喷壶喷洒，保证水流速度，使水滴均匀撒在地表，并保证不能形成地表径流，控制整个降雨过程在 3min 之内，对不同的降水量使用完全相同的操作方法。在降水后的 0、1、2、4、6、8、12、24、48h 进行净碳通量（NCF）和呼吸速率（DR）的测定。测定时间分别为第一日 07：00、08：00、09：00、11：00、13：00、15：00、19：00、第 2 日 07：00、第 3 日 07：00，每次测定都在天亮时进行。碳通量的测定使用 Li-8100 土壤碳通量系统，配以便携测量室 8100-103 以及长期监测室 8100-104C。净碳通量即为在光照条件下（使用长期检测室 8100-104C，该气室使用透明材料制作，透光率>99%），测定通过空气-土壤界面层的 CO_2 通量值，为生物土壤结皮的光合作用、呼吸作用与下层土壤的呼吸作用的总和。呼吸速率即为在遮光条件下（使用便携测量室 8100-103，该气室外罩使用金属材质，保证测定在完全黑暗条件下进行），测定通过界面的 CO_2 通量值，为生物土壤结皮呼吸作用与亚表层土壤的呼吸作用的总和。使用 Li-8100 测定碳通量时，设定每次测定 90s，仪器自动对变化曲线进行拟合得出斜率，即为通量值。根据 NCF 和 DR 即可计算得到光合速率（P_n）。

$$P_n = \mathrm{DR} - \mathrm{NCF} \quad (1)$$

式中，P_n 为正并且数值越大时，表示光合速率越高，碳吸收能力越强。

土壤体积含水量（SVWC）采用辅助传感器测定，测量土壤深度为 5cm，与土壤碳通量测定同时进行。

1.2.3 数据处理与分析

对模拟降水后的藓类覆盖土壤和藻类覆盖土壤的净碳通量、呼吸速率和光合速率进行了分析，同时对模拟降水后 48h 内的碳通量值进行了平均得到平均碳通量，并且对两种不同结皮覆盖土壤 48h 内的碳通量变化规律曲线进行了积分，得到累积碳量。

数据分析和图表绘制分别在 SPSS、Origin 和 Excel 中进行。使用重复测量方差分析进行土壤覆盖类型对碳通量影响效果的分析。双因素方差分析用来对比不同降水处理之间的碳通量规律间的区别。回归方程用来模拟碳通量和土壤水分温度之间的关系。回归方程的显著性检验通过方差分析检验。

2 结果与分析

2.1 生物土壤结皮覆盖土壤碳通量对模拟降水的响应

2.1.1 生物土壤结皮覆盖土壤净碳通量的动态变化

降水量对生物土壤结皮覆盖土壤的 NCF 有极显著影响（$P<0.01$）。降雨前两种生物土壤结皮覆盖土壤的 NCF 分别是 1.17，2.51μmol m^{-2} s^{-1}。降水后二者均表现出大量的碳释放，其 NCF 在短时间内到达峰值，然后随时间逐渐下降，在 1h 左右重新上升，并在 6h 时到达又一峰值后再次开始下降，呈现出先快后慢，先上升后下降的趋势（图 1）。藓类结皮在 24h 左右回到原始水平，而藻类结皮在 12h 左右基本回到原始水平。

对于藓类结皮，五种处理下的 NCF 的最大值分别为 0.33、5.16、9.72、10.61、9.41μmol m^{-2} s^{-1}，即 $P_5 > P_2 > P_{10} > P_1 > CK$。藻类结皮覆盖土壤的 NCF 最大值分别为 0.29、2.61、3.03、4.40、3.34μmol m^{-2} s^{-1}。NCF 在两种结皮类型中差异显著（$P<0.01$），而 4 种降水处理与 CK 对比差异显著（$P<0.01$），降水量之间对比不显著（$P>0.01$）（表 2）。

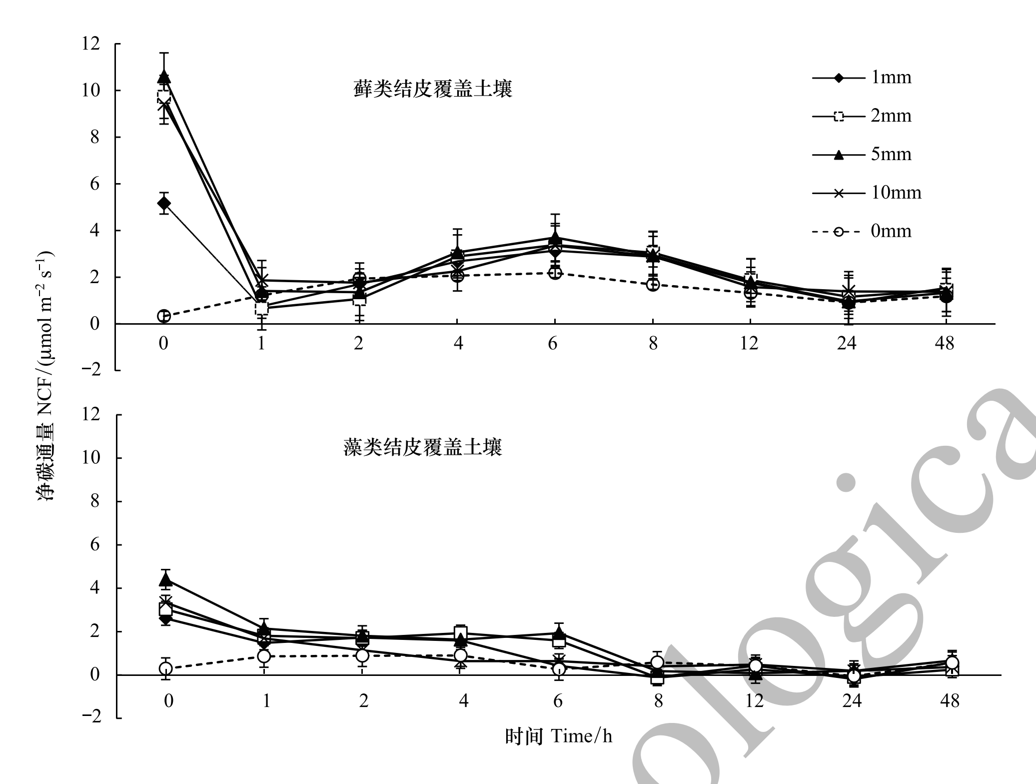


图 1　生物土壤结皮覆盖土壤净碳通量对模拟降水的响应

Fig.1　Response of net carbon flux in biological-soil crusted soil to simulated precipitation

表 2　结皮类型和降雨量对土壤碳通量的影响

Table 2　The effects of crusts and simulated precipitation on soil carbon flux

误差来源 Source of variance	净碳通量 NCF			呼吸速率 DR			光合速率 Pn		
	df	*F*	*p*	*df*	*F*	*p*	*df*	*F*	*p*
结皮种类 Type of biological soil crusts	1.000	42.285	0.000	1.000	51.393	0.000	1.000	0.946	0.333
降水量 Precipitation	4.000	6.509	0.029	4.000	3.928	0.006	4.000	1.265	0.290
结皮种类×降水量 Type×Precipitation	4.000	2.139	0.044	4.000	0.329	0.858	4.000	0.940	0.940

2.1.2　生物土壤结皮覆盖土壤呼吸速率的动态变化

降水量对生物土壤结皮覆盖土壤的 *DR* 也有着显著影响($P<0.01$)。降雨前两种生物土壤结皮覆盖土壤的 *DR* 分别是 1.16、0.79μmol m^{-2} s^{-1}。降水后两种生物土壤结皮覆盖土壤的 *DR* 十分迅速的达到最高值,然后随时间逐渐下降。在峰值时藓类结皮 *DR* 分别为 0.95、3.66、4.78、5.25、8.93μmol m^{-2} s^{-1},表现为 $P_{10}>P_5>P_2>P_1>CK$,P_{10} 显著高于其他处理,P_5、P_2 和 P_1 显著高于 CK。藓类结皮的 *DR* 在 24h 后回到正常水平。

藻类结皮覆盖土壤的 *DR* 最大值分别为 0.37、1.55、2.15、2.23、2.32μmol m^{-2} s^{-1},表现为 $P_5> P_{10}> P_2> P_1$,均显著高于 CK,不同降水处理间有显著差异($P<0.01$)。对于藻结皮,除 P_{10} 外其他降水处理均在 24h 左右回到正常水平。两种结皮相对比,藓类结皮覆盖土壤的 *DR* 受到模拟降水的影响较明显,且藓类结皮的 *DR* 最大值高于藻类结皮。

随着降水量的增大,两种结皮覆盖土壤的 48h 内平均碳通量也随之增加,藓类结皮覆盖土壤的 NCF 分别为 1.42、2.66、2.80、3.01、2.87μmol m^{-2} s^{-1},*DR* 分别为1.43、2.22、2.54、2.68、3.20μmol m^{-2} s^{-1}。

2.1.3　生物土壤结皮光合速率的动态变化

根据图 4 所示,降水后藓类结皮的 P_n 在降水后总体呈现出逐渐上升的趋势。初始值分别为−1.50、−4.94、−5.35、−0.47、0.62μmol m^{-2} s^{-1},在 2h 左右到达光合速率最大值,此时为 0.26、2.04、1.50、0.86、0μmol m^{-2} s^{-1},

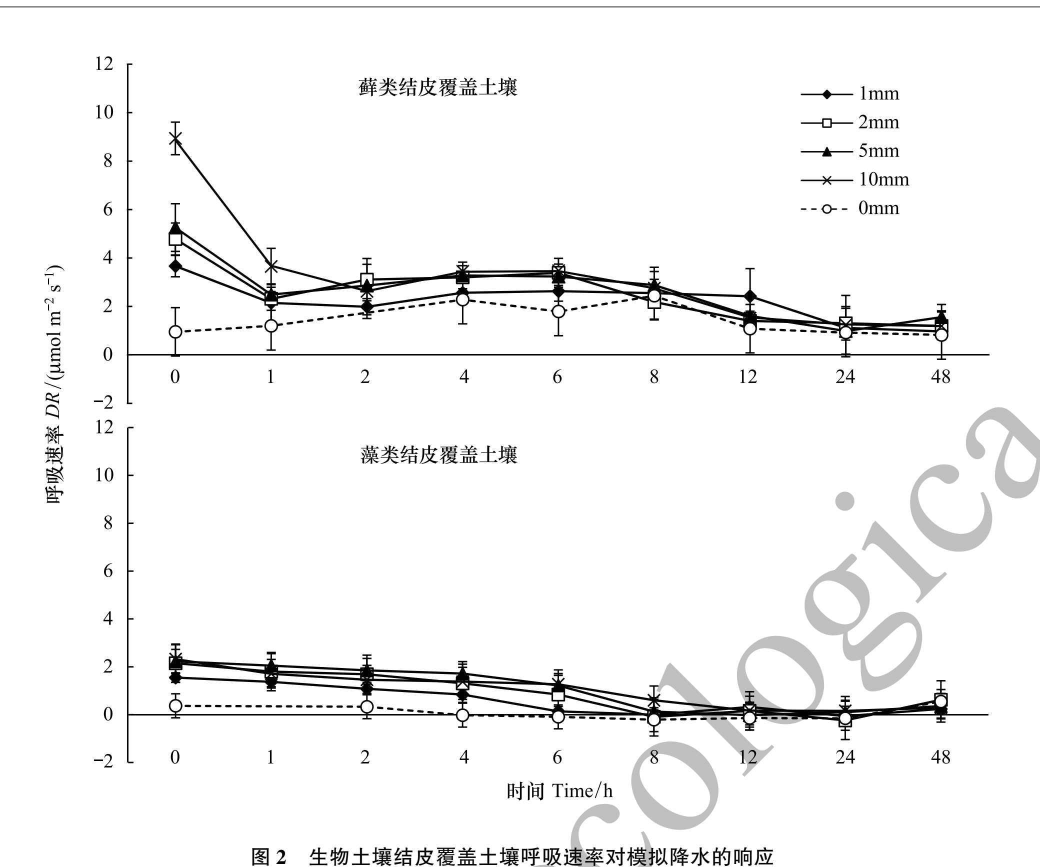


图 2 生物土壤结皮覆盖土壤呼吸速率对模拟降水的响应

Fig.2 Response of respiration rate in biological-soil crusted soil to simulated precipitation

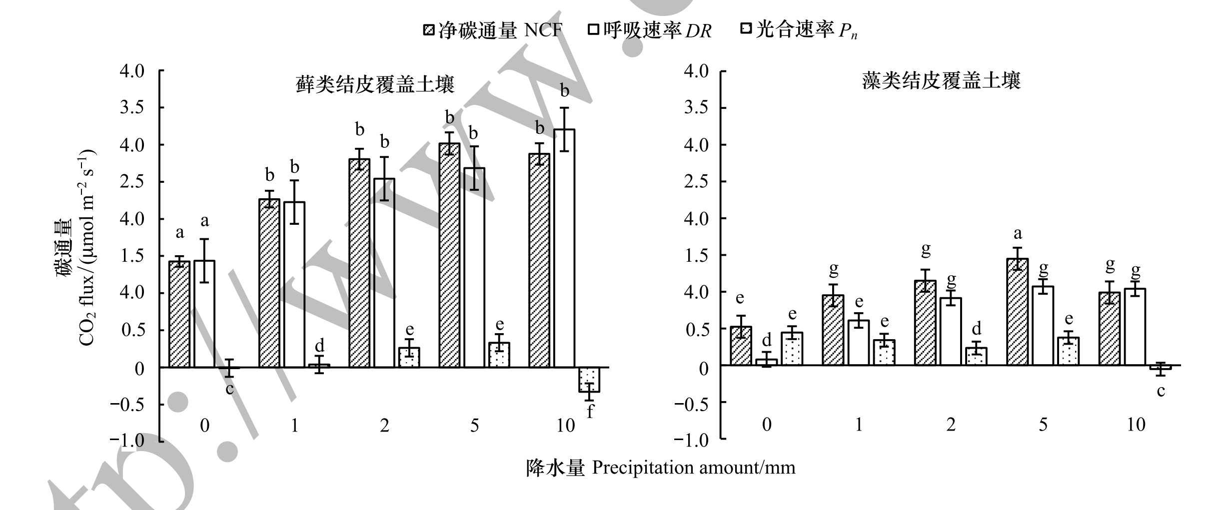


图 3 48h 内平均碳通量和降水的关系

Fig.3 The relationships between the average CO_2 flux and simulated rainfall amount over the first 48 h (AVR)

a,b,c,d,e,f 代表不同的显著性水平

并在 12h 之后基本保持平稳。在整个测定过程中,藓类结皮的 4 种降水处理与对照之间差异显著(P<0.01),而每个降水量之间的差异不显著(P>0.01)。

藻类结皮 P_n 的变化趋势较之藓类表现的并不明显。藻类结皮在开始时分别为−1.06、−0.88、−2.17、−1.02、0.08μmol m^{-2} s^{-1},其中 P_{10} 随着时间其 P_n 逐渐提高并在 4h 至 6h 左右到达最大值,并在降水后 24h 后恢复正常值。其他降水处理并没有表现出明显的光合速率增加趋势。藓类结皮光合速率表现出的最高值为藻类结皮的 2.76 倍,而藻类结皮的光合速率也比藓类结皮更早回到正常水平。

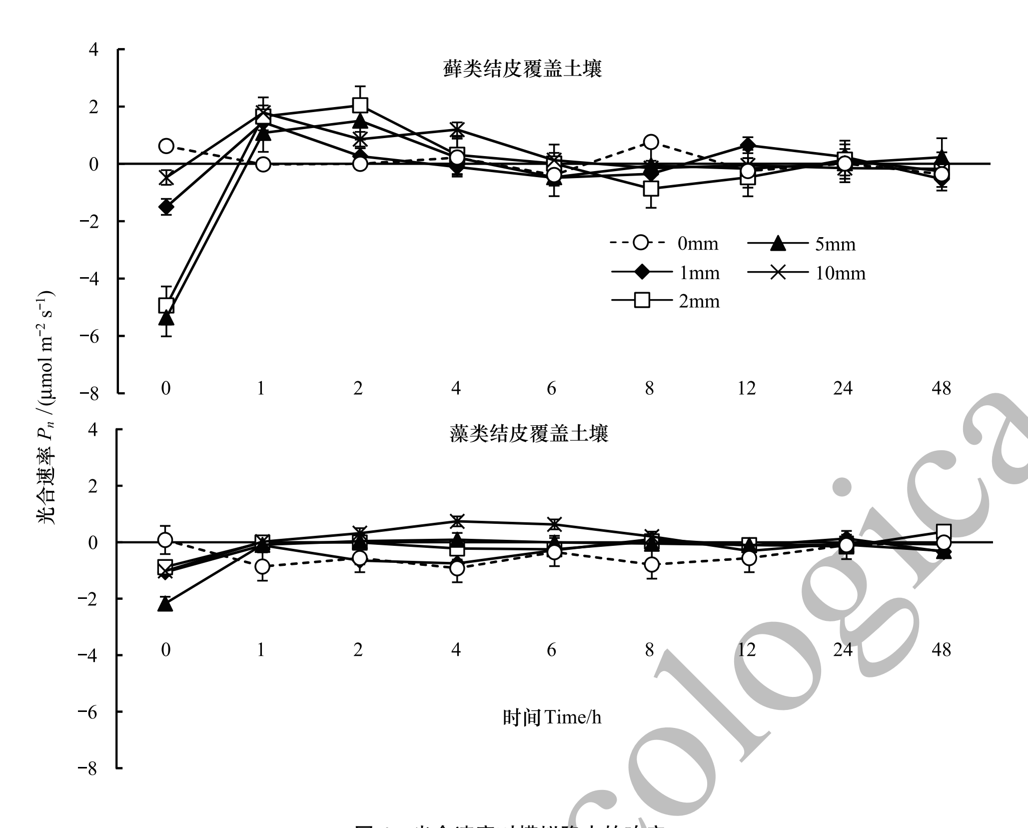


图 4　光合速率对模拟降水的响应

Fig.4　Response of photosynthetic rate in biological-soil crusts to simulated precipitation

2.2　模拟降水对生物土壤结皮碳累积释放量的影响

如图 5 所示,降水后,藓类结皮 48h 内累计碳净释放量(有光条件下 NCF 累计量)随降雨量变化相对于 CK 明显增加,分别为 1.68、3.19、3.54、3.39、3.59 gC/m^2。表现为 $P_{10}> P_2> P_5> P_1$,各降水处理之间差异不显著(P>0.01)。藻类结皮分别为 0.37、0.69、0.69、1.15、0.88 gC/m^2。各个降水处理之间差异不显著(P>0.01),但是与 CK 之间差异显著(P<0.01)。藓类结皮覆盖土壤净累积碳释放明显多于藻类结皮,分别为藻类结皮的

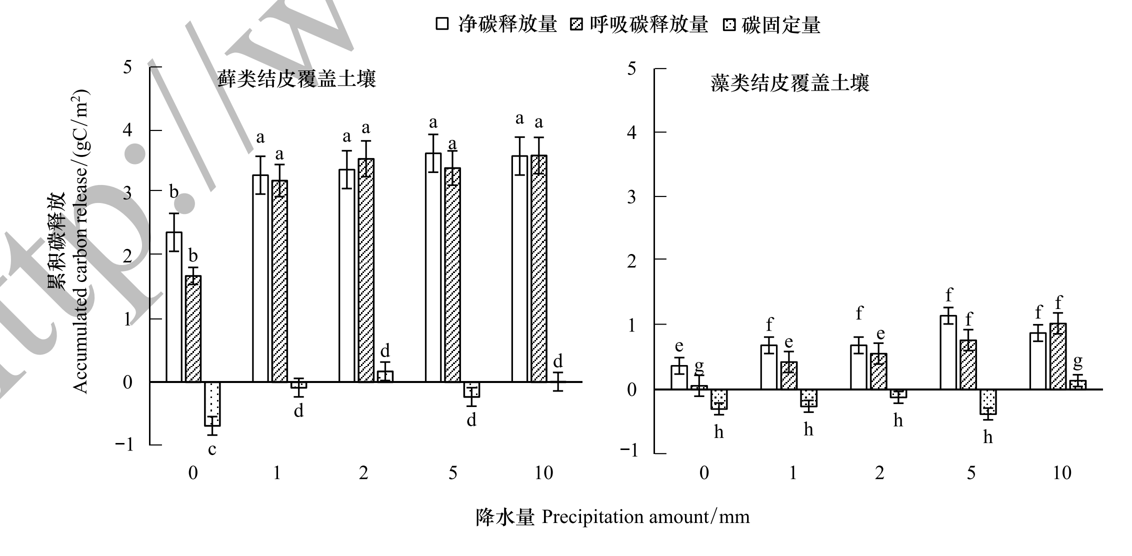


图 5　模拟降水与累积碳释放量的关系

Fig.5　The relationships between the total accumulated carbon relaease and simulated rainfall amount

a,b,c,d,e,f 代表不同的显著性水平

3.78、4.58、5.13、2.93、4.05 倍。藓类呼吸累积碳释放量(*DR* 累计量)同样随降雨量的增大而增大,分别为 1.68、3.20、3.54、3.40、3.59 gC/m^2,表现为 $P_5>P_{10}>P_2>P_1$,差异不显著(表 3)。藻类呼吸累积释放量分别为 0.06,0.43,0.56,0.77,1.03 gC/m^2,随着降雨量的增加而增加。

2.3 模拟降水后生物土壤结皮覆盖土壤碳通量和土壤水分、温度的关系

为了分析土壤水分与碳通量的关系,使用对数方程分别对藓类结皮 P_5 和藻结皮 P_{10} 降水处理下的 NCF 与 *DR* 进行拟合。拟合方程分别为 $y=0.485\ln(x)+3.1885$(藓类结皮覆盖土壤呼吸速率,$P<0.01$),$y=2.2226\ln(x)+6.7728$(藓类结皮覆盖土壤净碳通量,$P<0.01$),$y=33.225\ln(x)+36.684$(藻类结皮覆盖土壤呼吸速率,$P<0.01$)以及 $y=40.833\ln(x)+44.08$(藻类结皮覆盖土壤净碳通量,$P<0.01$)。两种结皮覆盖土壤的 NCF 和 *DR* 均表现出了随水分增大的趋势(图 6,图 7)。

表 3 结皮类型和降水量对 48h 内累计碳释放的影响

Table 3 The effects of crusts and simulated precipitation on carbon releases

误差来源 Source of variance	净碳释放量(有光条件下) Carbon releases in light			呼吸碳释放量(遮光条件下) Carbon releases in dark			碳固定量 Carbon fixation		
	df	*F*	*p*	*df*	*F*	*p*	*df*	*F*	*p*
结皮种类 Type of biological soil crusts	1.000	72.714	0.001	1.000	2.747	0.173	1.000	1445.647	0.000
降水量 Precipitation	4.000	2.874	0.166	4.000	0.342	0.838	4.000	8.265	0.058
结皮种类×降水量 Type×Precipitation	4.000	3.432	0.025	4.000	0.700	0.598	1.000	56.650	0.012

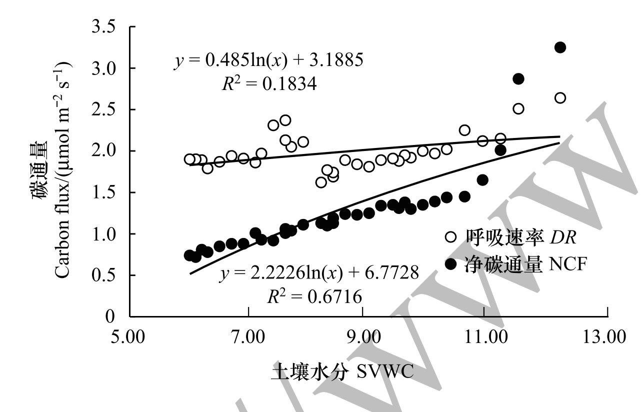


图 6 5mm 降水处理下藓类结皮覆盖土壤净碳通量和呼吸速率与土壤水分的关系

Fig.6 The relationships between the NCF, *DR* and SVWC in moss-crusted soil under 5mm precipitation

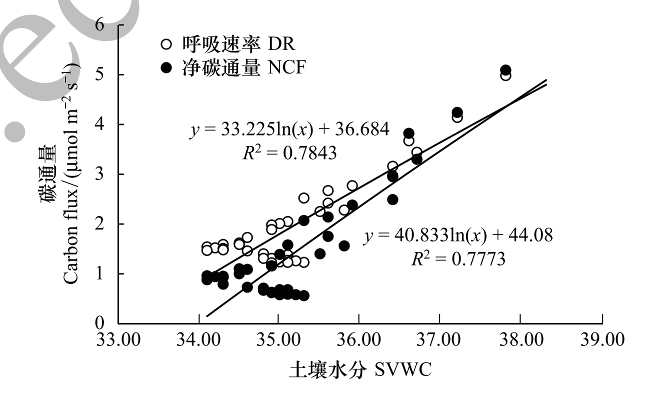


图 7 10mm 降水处理下藻类结皮覆盖土壤净碳通量和呼吸速率与土壤水分的关系

Fig.7 The relationships between the NCF, *DR* and SVWC in algea-crusted soil

对藓类和藻类为主结皮覆盖土壤的 NCF 和 *DR* 与土壤温度的相关分析表明,两类结皮覆盖土壤的 NCF 和 *DR* 均与温度无明显的相关关系(图 8,图 9)。

3 讨论

在沙漠中,土壤有效水分是决定植被种类,植物生理活性和其他相关生理过程的关键因素[13-14]。对于生物土壤结皮,水分能够直接影响其光合与呼吸作用。而土壤水分与降水直接相关,在干旱半干旱地区土壤中的水分绝大多数来自于降水。本研究表明降水会刺激藓类结皮和藻类结皮的碳释放,并且随着降水量的增加,碳释放量也有一定程度的增加,这与前人的研究一致[15-17]。

研究中,生物土壤结皮覆盖土壤的净碳通量在模拟降水后迅速到达峰值然后下降,1h 至 2h 后再次上升,

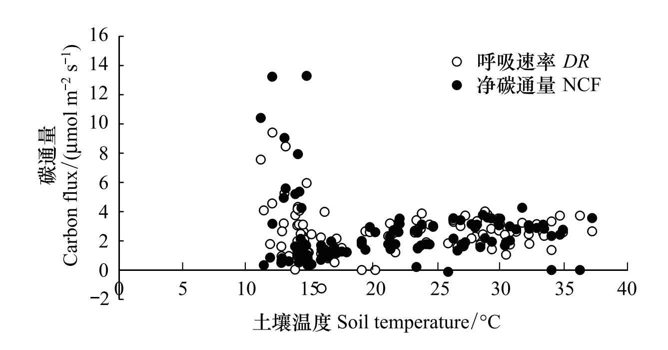


图 8　土壤温度与藓类结皮覆盖土壤碳通量的关系

Fig.8　The relationships between the CO_2 flux and the soil temperatures in moss-crusted soil

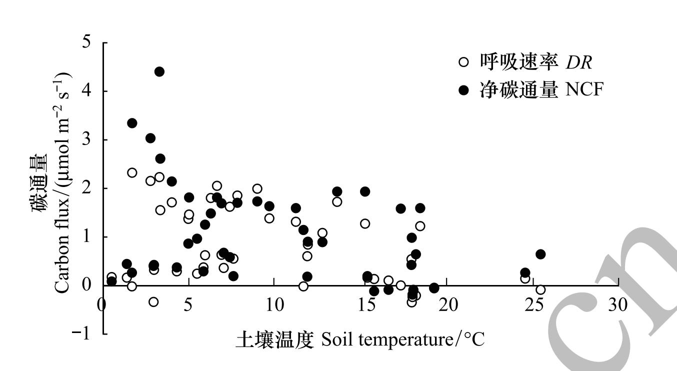


图 9　土壤温度与藻类结皮覆盖土壤碳通量的关系

Fig.9　The relationships between the CO_2 flux and the soil temperatures in algea-crusted Soil

之后随着时间的推移逐渐下降至自然水平。对于这种现象,可能有以下几个原因。首先,降水前土壤水分处于干旱状态,土壤空隙较大,降雨后水分渗入土壤空隙将土壤空隙中的 CO_2 排出,这就增加了土壤碳排放[18-19];其次,在干燥条件下土壤中可能累积一定的活性碳和呼吸底物,水分的增加可能影响了土壤微生物活性从而增加了土壤碳排放[20]。随着时间推移这一部分的碳排放会迅速减少,生物土壤结皮因为之前处于干燥状态而对水分的响应存在一定的延迟与滞后,在一段时间后才能增加呼吸速率和光合速率,所以在图中表现出了降水一段时间后碳通量的二次上升现象。两种结皮的净碳通量、呼吸速率、光合速率以及累积碳释放量在降水后均有明显的增加,但在数值上有较大差异,藓类结皮的净碳通量、呼吸速率和光合速率更高。这不仅是因为两种结皮自身存在着生理活性的差异,藓类结皮拥有着比藻类结皮更强的呼吸与光合能力,除此之外还存在其他影响因素。一方面,藓类结皮能够保持较长时间的水分有效性,因此能够在降水后长时间内保持湿润,减缓水分蒸发和下渗,保持自身活性。藻类结皮的保水持水能力较差,在降水事件,尤其是小降水事件后的 20h 之内回到原始水平。另一方面,两种结皮覆盖土壤的性状也有所区别,藓类结皮覆盖土壤孔隙度较大,养分含量相对较高,而藻类结皮覆盖土壤的土壤稳定性较差、粘粒含量很少。两种结皮的覆盖对水分小循环的影响和对土壤性状的改变所表现出的差异也符合生物土壤结皮从藻类到藓类、从低级到高级的演替规律[21]。

虽然有研究认为生物土壤结皮能够通过光合作用固定大气中的 CO_2,是干旱半干旱区潜在的碳汇,但本次研究结果表明模拟降水后生物土壤结皮覆盖土壤扮演着碳源的角色。两种生物土壤结皮覆盖土壤在模拟降水后的净碳通量都表现为碳释放,这个过程中没有观测到生物土壤结皮的碳吸收,说明结皮覆盖土壤在模拟降水的刺激下始终保持着碳源效应。这与前人的研究具有相同之处[22,23]。这可能是由于生物土壤结皮的光合速率较低,不能抵消土壤呼吸所导致的。研究中发现藓类结皮的光合速率最大达到 2.04μmol m^{-2} s^{-1},下降后基本在 0 至−1.5μmol m^{-2} s^{-1} 之间波动。藻类为优势种的结皮中光合速率通常为 1 μmol m^{-2} s^{-1} 或更少[24-26]。研究地区频繁的干旱胁迫导致生物土壤结皮经常保持在休眠状态,而在干旱休眠状态时的生物土壤结皮基本不具备光合能力。休眠中的生物土壤结皮在有了适当的水分时并不能立即完全表现出其光合生理活性,需要一定时间响应。所以这有可能是实验选择的小降雨量引起的生物土壤结皮光合速率尤其是藻类结皮覆盖土壤光合速率较低且变化不明显的原因。

本研究中虽然根据自然降水情况设置了模拟降水,但是没有连续长时间的在自然条件下监测,同时也没有考虑某些特殊环境条件,例如冰雪融水、极端降水等,生物土壤结皮在干旱区碳循环中的功能以及碳循环中的碳源汇角色有待深入研究。

4　结论

(1)降水对生物土壤结皮覆盖土壤的净碳通量和呼吸有极显著激发作用。两种生物土壤结皮覆盖土壤

的净碳通量、呼吸、平均碳通量和累积碳释放均随着降水的增加而增加,各降水处理相比于对照差异显著。两种结皮覆盖土壤的光合速率在降水后也有增加的趋势,其中藓类结皮覆盖土壤的光合速率增加趋势较明显,各降水处理与对照差异显著。藻类结皮覆盖土壤的光合速率变化不明显,只有在高降水量处理下才有较明显的增加。

(2)两种生物土壤结皮覆盖土壤在模拟降水后的净碳通量、呼吸和光合速率变化规律差异显著。藓类结皮覆盖土壤在模拟降水后的净碳通量、呼吸和光合速率的极值显著高于藻类结皮,同时藓类结皮覆盖土壤碳通量受降水激发的有效时间也高于藻类结皮覆盖土壤。两种生物土壤结皮覆盖土壤在模拟降水后 48h 内的累积碳释放随着降水量的增加而增加,相对于对照差异显著,且藓类结皮覆盖土壤的 48h 累计碳释放显著高于藻类结皮。

(3)两种生物土壤结皮的净碳通量和呼吸速率与土壤水分有着较明显的相关性,表现出随土壤水分增大而增大的趋势,但与土壤温度没有明显的相关关系。

参考文献(References):

[1] Su Y G, Wu L, Zhou Z B, Liu Y B, Zhang Y M. Carbon flux in deserts depends on soil cover type: a case study in the Gurbantunggute Desert, North China. Soil Biology and Biochemistry, 2013, 58: 332-340.

[2] Belnap J, Lange O L. Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin: Springer-Verlag, 2001: 239-257.

[3] Wassmann R, Neue H U, Lantin R S, Aduna J B, Alberto M C R, Andales M J, Tan M J, van der Gon H A C D, Hoffmann H, Papen H, Rennenberg H, Seiler W. Temporal patterns of methane emissions from wetland rice fields treated by different modes of N application. Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 1994, 991(D8): 16457-16462.

[4] 李新荣, 贾玉奎, 龙利群, 王新平, 张景光. 干旱半干旱地区土壤微生物结皮的生态学意义及若干研究进展. 中国沙漠, 2001, 21(1): 4-11.

[5] Grote E E, Belnap J, Housman D C, Sparks J P. Carbon exchange in biological soil crust communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change. Global Change Biology, 2010, 16(10): 2763-2774.

[6] Schlesinger W H, Raikes J A, Hartley A E, Cross A F. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. Ecology, 1996, 77(2): 364-374.

[7] Jasoni R L, Smith S D, Arnone J A III. Net ecosystem CO_2 exchange in Mojave Desert shrub lands during the eighth year of exposure to elevated CO_2. Global Change Biology, 2005, 11(5): 749-756.

[8] Wohlfahrt G, Fenstermaker L F, Arnone J A III. Large annual net ecosystem CO_2 uptake of a Mojave Desert ecosystem. Global Change Biology, 2008, 14(7): 1475-1487.

[9] Xie J X, Li Y, Zhai C X, Li C H, Lan Z D. CO_2 absorption by alkaline soils and its implication to the global carbon cycle. Environmental Geology, 2009, 56(5): 953-961.

[10] José J J S, Bravo C R. CO_2 exchange in soil algal crusts occurring in the trachypogon savannas of the Orinoco Llanos, Venezuela. Plant and Soil, 1991, 135(2): 233-244.

[11] 陈正宏. 高寒草甸沙化过程中生物结皮藻类组成及分布的变化[D]. 兰州: 兰州理工大学, 2009.

[12] 苏延桂, 李新荣, 陈应武, 崔艳, 鲁艳. 温度和 CO_2浓度升高对荒漠藻结皮光合作用的影响. 应用生态学报, 2010, 21(9): 2217-2222.

[13] Song W M, Chen S P, Wu B, Zhu Y J, Zhou Y D, Li Y H, Cao Y L, Lu Q, Lin G H. Vegetation cover and rain timing co-regulate the responses of soil CO_2 efflux to rain increase in an arid desert ecosystem. Soil Biology and Biochemistry, 2012, 49: 114-123.

[14] Sponseller R A. Precipitation pulses and soil CO_2 flux in a Sonoran Desert ecosystem. Global Change Biology, 2007, 13(2): 426-436.

[15] Housman D C, Grote E E, Belnap J. Annual CO_2 flux from a biological soil crust system on the Colorado Plateau: effects of increased temperature and summer precipitation // Ecological Society of America Annual Meeting Abstracts. 2007.

[16] 赵蓉, 李小军, 赵洋, 杨昊天, 陈栋. 固沙植被区两类结皮斑块土壤呼吸对不同频率干湿交替的响应. 生态学杂志, 2015, 34(1): 138-144.

[17] 赵洋, 齐欣林, 陈永乐, 张志山, 贾荣亮, 胡宜刚, 张鹏. 极端降雨事件对不同类型生物土壤结皮覆盖土壤碳释放的影响. 中国沙漠, 2013, 33(2): 543-548.

[18] Anderson J M. Carbon dioxide evolution from two temperate, deciduous woodland soils. Journal of Applied Ecology, 1973, 10(2): 361-378.

[19] Birch H F. The effect of soil drying on humus decomposition and nitrogen availability. Plant and Soil, 1958, 10(1): 9-31.

[20] Gordon H, Haygarth P M, Bardgett R D. Drying and rewetting effects on soil microbial community composition and nutrient leaching. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(2): 302-311.

[21] Zaady E, Kuhn U, Wilske B, Sandoval-Soto L, Kesselmeier J. Patterns of CO_2 Exchange in biological soil crusts of successional age. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(7): 959-966.

[22] 吴林, 苏延桂, 张元明. 模拟降水对古尔班通古特沙漠生物结皮表观土壤碳通量的影响. 生态学报, 2012, 32(13): 4103-4113.

[23] 贾晓红, 辜晨, 吴波,李元寿,成龙,李新荣. 干旱沙区生物土壤结皮覆盖土壤 CO_2 通量对脉冲式降雨的响应. 中国沙漠, 2016(02): 423-432.

[24] Lange O L, Belnap J, Reichenberge H. Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO_2 exchange. Functional Ecology, 1998, 12(2): 195-202.

[25] Brostoff W N, Sharifi M R, Rundel P W. Photosynthesis of cryptobiotic soil crusts in a seasonally inundated system of pans and dunes in the western Mojave Desert, CA: field studies. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2005, 200(6): 592-600.

[26] Li X R, Zhou H Y, Wang X P, Zhu Y G, O′Conner P J. The effects of sand stabilization and revegetation on cryptogam species diversity and soil fertility in the Tengger Desert, Northern China. Plant and Soil, 2003, 251(2): 237-245.